

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Michaela Žabková

Dlouhodobé změny zpěvu v rámci jednotlivých pěvčích populací

Long term changes of song within individual passerine populations

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Tereza Petrusková, Ph.D.

Praha, 2019

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 16. srpna 2019

Michaela Žabková

Poděkování:

Ráda bych poděkovala zejména své školitelce Tereze Petruskové za veškeré její rady a nesmírnou trpělivost. Velké díky patří také mé rodině a přátelům, kteří mě nejen po celou dobu studia bezmezně podporovali a pozitivně motivovali, ale přispěli také cennými radami při tvorbě této práce.

Abstrakt

Zpěv je u pěvců velice důležitým komunikačním prostředkem – je druhově specifický a pěvci jej využívají nejen při komunikaci v rámci vlastního druhu, ale slouží i k mezidruhovému rozpoznávání. Zpěv se však neliší jenom mezi druhy, ale i mezi jedinci a populacemi stejného druhu, a to v prostoru i v čase. Na rozdíl od skupin s vrozenou vokalizací, tedy všech ostatních skupin ptáků s výjimkou papoušků a kolibříků, se pěvci zpěvu učí v průběhu života. U některých druhů s tzv. neukončeným učením, se může zpěv měnit i po celý jejich život. Nicméně učení není jedinou příčinou vzniku časoprostorové variability.

Tato literární rešerše se zabývá změnami ve zpěvu jedinců i populací různých druhů pěvců. Za hlavní faktory způsobující variabilitu zpěvu je považována mimo jiné měnící se podoba prostředí v okolí sledovaných populací nebo vliv komunikace mezi jedinci. To zahrnuje reakce na odlišnosti ve zpěvu různých samců nebo interakce samců se samicemi. Stabilita zpěvu jedinců bývá častější u druhů s ukončeným učením, v rámci populace je zaznamenána spíše výjimečně.

Klíčová slova: pěvci, dlouhodobá pozorování, stabilita zpěvu, variabilita zpěvu, učení se zpěvu

Abstract

Song is a very important means of communication among passerines – it is species-specific, and they use it to communicate with other members of the same species, but also in interspecific recognition. However, the song differs not only between species but also between conspecifics or conspecific populations, both in space and time. In contrast to groups with congenital vocalisation, i.e. all other bird taxa with exception of hummingbirds and parrots, passerines learn their song during the life. In some species, i.e. open-ended learners, song can change throughout the life. Nevertheless, learning is not the only cause of the origin of spatiotemporal variability.

This review is about changes in the song of the individuals as well as within the population of various species of passerines. Song variability can be caused by the changing environment in the surrounding area of the observed populations or ongoing social interaction among the individuals. The individual song stability is more common among species, that are closed-ended learners. Within populations song stability is rather rare.

Key words: passerines, long-term study, song stability, song variability, song learning

Obsah

Abstrakt	4
Abstract.....	5
Obsah.....	6
1. Úvod	7
1.1. Struktura zpěvu a terminologie	8
1.2. Učení se zpěvu u pěvců.....	8
2. Variabilita ve zpěvu pěvců	10
2.1. Vliv změny prostředí na zpěv pěvců	10
2.2. Vliv sociálních interakcí na podobu zpěvu.....	13
3. Dlouhodobá stabilita zpěvu	16
4. Stabilita různých částí a typů zpěvu	18
5. Diskuze.....	19
6. Závěr.....	22
Seznam použité literatury.....	24

1. Úvod

Jedním z hlavních nástrojů ptačí komunikace je hlasový projev. Pěvci (*Passeriformes*) jsou nejmladší vývojovou skupinou ptačí říše, dnes však dosahují větší diverzity než ostatní řády (Jetz et al. 2012). K jejich evolučnímu úspěchu mohla přispět právě i velice rozmanitá vokalizace (Päckert 2018). Hlasový projev u pěvců můžeme rozdělit na zpěv a volání. Volání bývají krátká a jednoduchá. Podle kontextu lze rozlišovat několik typů, např. varovné signály upozorňující na přítomnost predátora či jiné nebezpečí, nejrozličnější kontaktní hlasy anebo žadonění, jež vydávají mláďata při krmení. Zpěv je delší a většinou strukturně složitější. Nejintenzivnější je zejména v období rozmnožování, kdy si samci zpěvem vymezují svá teritoria, zastrahují rivaly a lákají samice (Catchpole & Slater 2008).

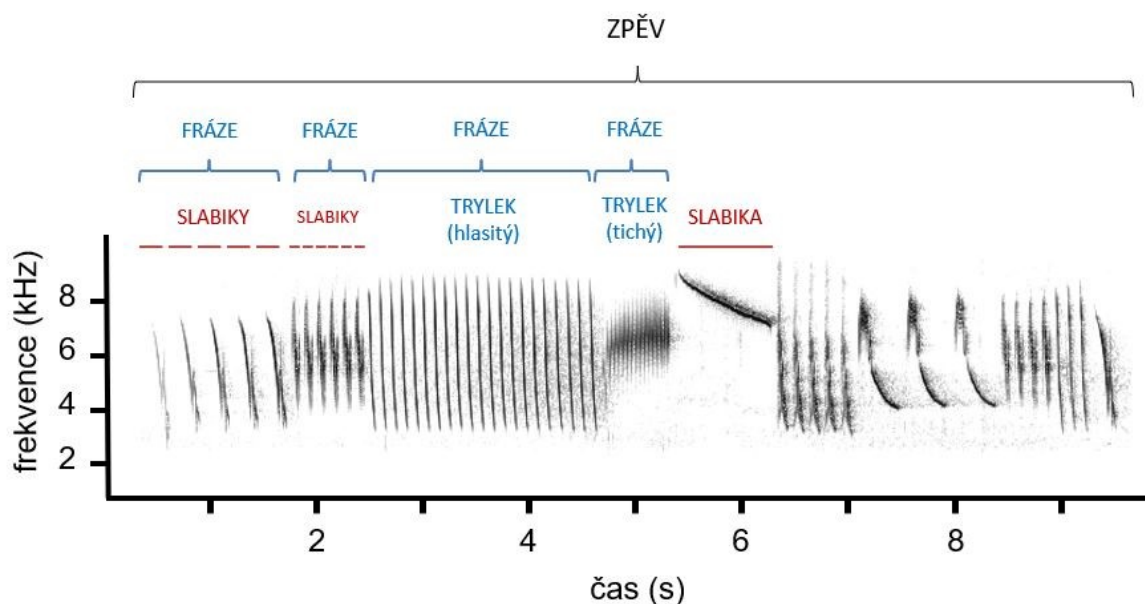
Zatímco volání je produkováno oběma pohlavími, zpěv byl zejména v temperátních oblastech dlouho považován za doménu samců. V posledních letech se však stále častěji ukazuje, že jsou zpěvu schopny i samice. V práci Garamszegiho et al. (2006) byla dohledána existence samičího zpěvu minimálně u 43 % zkoumaných druhů evropských zpěvných ptáků. Odom et al. (2014) dohledali jeho výskyt dokonce u 299 z 323 (tj. více než 92 %) zkoumaných druhů. Tato studie však zahrnuje i druhy z tropických oblastí, kde je samičí zpěv mnohem více prozkoumán (např. Slater & Mann 2004, Stutchbury & Morton 2008).

Zpěv pěvců je druhově specifický a mimo jiné může sloužit i jako prekopulační bariéra (Slabbekoorn & Smith 2002). Pokud vlivem vnějších podmínek dojde k rozdělení populace na izolované subpopulace, ve kterých dochází k odlišným kulturním změnám, stává se zpěv možným nástrojem speciace. V případě opětovného propojení subpopulací může odlišný zpěv vést k nefunkční komunikaci a být tak prvním krokem ke vzniku nových druhů (Päckert 2018). Nicméně zpěvy se neliší jen mezidruhově, ale i mezi jednotlivci a populacemi v rámci druhů, a to v prostoru i čase. Cílem této rešerše je shromáždit studie týkající se stability či variability zpěvu u pěvců, a to jak u jedinců, tak v rámci populací sledovaných v různě dlouhých časových obdobích s minimální dobou tří let. Za populaci v této práci považuji skupinu jedinců stejného druhu, jež se po určitou dobu vyskytuje na lokalitě.

V první řadě budou shrnuty práce týkající se zjištěných změn zpěvu v průběhu let. Důraz bude kladen zejména na faktory, které autoři uvádějí jako možné činitele nastalých změn. Následně budou uvedeny práce, které během různě dlouhého nahrávacího období zjistily, že se zpěv nebo jeho části nemění. Na závěr se v diskusi pokusím shrnout, které hlavní faktory stojí za případnými změnami či stabilitou zpěvu.

1.1. Struktura zpěvu a terminologie

Zpěv má určitou strukturu, která ale není mezi autory publikací pojmenovávána jednotně. Pro účely této práce bude užívána terminologie následovně, tak jak ji uvádí například Catchpole & Slater (2008), viz též Obrázek 1: Jednou ze základních strukturních jednotek ptačího zpěvu je slabika. Ta může být jednoduchá nebo složená z několika elementů. Několik opakujících se stejných slabik vytváří frázi. Pro některé druhy se vžil i termín trylek, což je specifický typ fráze, kdy se slabiky opakují velice rychle za sebou (např. Ince et al. 1980, Payne 1985, Chilton & Lein 1996,). Soubory frází dávají dohromady zpěv, který je druhově specifický. Ustálená kombinace slabik a frází se souhrnně označuje jako typ zpěvu. Jedinci daného druhu mohou používat hned několik typů zpěvu. Soubor typů, které má jedinec naučené a které používá, nazýváme repertoárem (např. Naguib 1999). U druhů, kde nelze rozlišit jednotlivé typy zpěvů, bývá repertoár určen podle používaných slabik. Pak hovoříme o slabikovém repertoáru (např. Petrusková et al. 2008).



Obrázek 1: Části zpěvu popsané na spektrogramu zpěvu lindušky lesní (*Anthus trivialis*)

1.2. Učení se zpěvu u pěvců

Vokalizace u ptáků může být do určité míry vrozená a u řady druhů má genetický základ, přesto u některých ptačích skupin během vývoje jedince dochází k jistým změnám (Päckert 2018). Stejně jako je tomu u lidí s vývojem řeči, můžeme u ptáků hovořit o učení se vokalizaci.

Dosud byla tato schopnost prokázána u tří taxonomických skupin (Päckert 2018). Mimo řádu papoušků (*Psittaciformes*) a čeledi kolibříků (*Trochilidae*) z řádu svišťounů (*Apodiformes*) mezi ně patří právě i řád pěvců (*Passeriformes*). Ten se dále rozděluje na dva podřády, zpěvní (*Oscines*) a křikaví (*Suboscines*). Schopnost učení je více známa u druhů řadících se mezi zpěvné. U křikavých bývá hlasový projev častěji vrozený (Kroodsma 1983).

Díky schopnosti učení probíhá v pěvčích populacích tzv. kulturní přenos, v němž je zpěv tzv. memem. Mem je označován jako jednotka kulturního přenosu, stejně jako gen je jednotkou přenosu genetického (Dawkins 1998). Zpěv nebo pouze některé jeho části se jakožto memy mohou díky procesům učení v populaci předávat vertikálním i horizontálním přenosem mezi jedinci. Nicméně během učení někdy dochází k chybnému kopírování či ztrátě některých vzorů zpěvu a tím i ke kulturní evoluci v populaci. Stejně tak může dojít k přísunu memů odjinud, tedy k zapojení částí zpěvu nově přistěhovalých jedinců do repertoáru populace. To následně způsobí tzv. kulturní drift mezi populacemi (Lynch 1996).

Pro každého jedince je velice důležitým obdobím pro učení se druhově typickému zpěvu první rok života. Mladí ptáci si prochází tzv. senzitivní fází, jinými slovy fází „náslechu“. V této době jsou schopni zapamatovat si fráze, které zpívají dospělí v jejich okolí (Hultsch & Todt 2004). Předpokládalo se, že pokud mladí jedinci nepřijdou během prvního roku do kontaktu se zpěvem svého druhu, nemusí mít hlasový projev v dospělosti takový jako mlád'ata, která zpěv v prvním roce slýchala, ať už ve volné přírodě, od jedinců v zajetí, či dokonce jen z playbackových nahrávek zpěvu v laboratořích. Pokud se tak nestane, mohou jejich výsledné zpěvy skutečně postrádat některé pro druh typické strukturní znaky (např. Konishi 1985). Leitner et al. (2002), kteří pracovali s mlád'aty rákosníků proužkovaných (*Acrocephalus schoenobaenus*), však neprokázali žádné zásadní rozdíly ve zpěvech mezi skupinou mlád'at, která byla během svého vývoje vystavena playbackovým nahrávkám zpěvu vlastního druhu, a skupinou, která byla od zpěvu po celou dobu dospívání izolována. Průběh a výsledek senzitivní fáze je tudíž zjevně mezi jednotlivými ptačími druhy variabilní.

Senzitivní fáze je následována tzv. fází senzomotorickou. Jde o období jakéhosi „náviku“, během kterého si mladí ptáci osvojují zapamatované části zpěvu. Jejich první pokusy o skutečný zpěv jsou souhrnně označovány jako tzv. *subsong*, tedy jakýsi „mezizpěv“. Je typický tím, že je velmi variabilní a strukturně ani časováním neodpovídá zpěvu dospělců. S každým novým pokusem se jeho podoba dospělé formě přibližuje. Tuto fázi následuje tzv. plastický zpěv, ve kterém už jsou patrné jisté slabiky a fráze velice podobné zpěvu dospělých jedinců a jsou i ve zpěvu mladých samců častěji opakovány. Toto období může trvat týdny i měsíce v závislosti na druhu. Poslední krok k „dospělé“ podobě ptačího zpěvu pak bývá

oproti tomu velice rychlý a je označován jako „období krystalizace zpěvu“. Během této doby dojde k úpravě časových parametrů jednotlivých částí zpěvu, dříve variabilní struktury se ustálí na podobě typické pro daný ptačí druh a některé struktury naučené během senzitivní fáze se mohou i zcela vytratit (Hultsch & Todt 2004).

Obdobím krystalizace zpěvu pro některé pěvce učení definitivně končí. Jedná se o druhy s tzv. ukončeným učením. Mezi ně patří např. strnadci (rod *Zonotrichia*; Beecher & Brenowitz 2005), kteří se učí zpěvu několik prvních měsíců života. Dalším se zpěv ustálí v průběhu prvního roku, jako je tomu například u papežika indigového (*Passerina cyanea*; Payne 1981). Existují však i druhy, u kterých k ustálení repertoáru nemusí dojít po celou dobu jejich života. Ty se řadí mezi druhy s učením neukončeným. Příkladem může být vdovka malá (*Vidua chalybeata*; Payne 1985) nebo slavík tmavý (*Luscinia luscinia*; Sorjonen 1987). U těchto i řady dalších druhů během let dochází k pozměňování struktur zpěvu nebo k výskytu zcela nových typů. Nicméně je složité určit, zda jsou takové struktury skutečně nově naučené, či zda je měl jedinec již dávno v repertoáru a pouze je do svého zpěvu určitou dobu nezařazoval (např. Wegrzyn & Leniowski 2010).

2. Variabilita ve zpěvu pěvců

Je zjevné, že jistou míru individuality ve zpěvu nalezneme nejspíše vždy. Avšak navzdory vyskytující se variabilitě mezi zpěvy jedinců si je zpěv v rámci populace vždy bližší než mezi oddělenými populacemi (Catchpole & Slater 2008). Jedná se o tzv. geografickou variabilitu zpěvu, kdy jednotlivé populace, jež k sobě mají blíže, jsou si obvykle podobnější ve složení zpěvů než populace vzdálené (Catchpole & Slater 2008). Specifickým příkladem geografické variability zpěvu jsou tzv. dialekty, které mají na rozdíl od geografické variability jasně vymezené hranice svého výskytu a přechody mezi nimi nejsou plynulé (např. Marler & Tamura 1962, McGregor 1980).

Prostorová variabilita zpěvu, ať už postupná, nebo skoková, může ovlivňovat i změny zpěvu v rámci dané populace v čase. Není však zdaleka jediná. Dalšími faktory, jež mohou mít zásadní vliv na změny či stabilitu zpěvu v čase, se podrobně zabývám dále.

2.1. Vliv změny prostředí na zpěv pěvců

Různé typy prostředí se liší svou prostupností pro zvukové vlny, a pěvci tak musí přizpůsobovat svůj zpěv, aby byl v dané oblasti co nejlépe slyšet. Není proto překvapivé, že při

porovnání zpěvu jedinců téhož druhu, ale z lokalit s výrazně odlišnou strukturou prostředí, můžeme nalézt značné rozdíly. Toto bylo ukázáno například u strnadců ranních (*Zonotrichia capensis*), kdy každá zkoumaná populace pocházela z jiného habitatu a byla u nich prokázána úzká vazba podoby zpěvu na dané prostředí (Tubaro et al. 1993). Vliv prostředí se projevuje již v době učení, kdy se může uplatnit tzv. *ranging hypothesis*. Její autoři tvrdí, že mladí ptáci během učení zpěvu zařazují do svého repertoáru spíše ty struktury, které jsou lépe prostupné okolním prostředím a tudíž lépe slyšitelné (např. Morton 1986, Rothstein & Fleischer 1987).

Pokud se habitat mění, jsou pěvci nuceni na tuto změnu určitým způsobem zareagovat. Existuje několik možných způsobů, jak zpěv přizpůsobit, aby se co nejlépe nesl okolním prostředím. V závislosti na hustotě porostu či míře otevřenosti okolního prostranství se prodlužuje či zkracuje délka zpěvu a mění se i rychlost střídání jednotlivých frází či slabik v něm (Derryberry 2009, Luther & Baptista 2009, Janes & Ryler 2013). Takovéto změny zpěvu byly zaznamenány u strnadců bělokorunkatých (*Zonotrichia leucophrys*), kde byly porovnávány rozdíly ve změně habitatu zároveň se změnami ve struktuře zpěvu. K tomu se využily nahrávky pořízené na patnácti lokalitách s více než třicetiletým odstupem. Charakter a rychlost změn pozorovaných ve struktuře zpěvu odrážel změny hustoty porostů, kde byly nahrávky pořízeny. Za 35 let došlo na území s houstnoucí vegetací ke zpomalení trylku a snížení minimální frekvence zpěvu oproti otevřenějším prostranstvím (Derryberry 2009). Tento výsledek podporuje tvrzení, že pomaleji opakované slabiky a nízké frekvence jsou méně ovlivněny odrazem od okolních povrchů, např. okolní vegetace. Jsou tedy produkovány především na stanovištích s hustší vegetací (Morton 1975, Wiley & Richards 1978, Brown & Handford 2000).

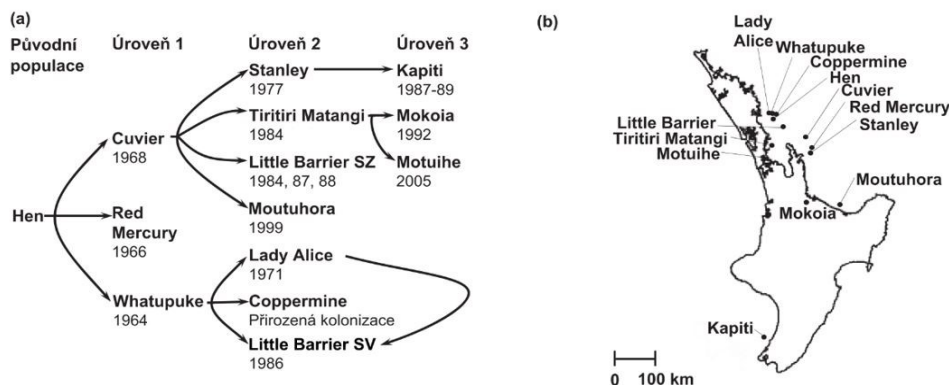
Změny zpěvu jsou často pozorovány i na místech, kde došlo ke zvýšení míry okolního hluku. Pěvci zde museli posunout nejen hlasitost, ale i frekvenci svého zpěvu mimo frekvence typické pro hluk, aby byl i v pozměněném prostředí nadále slyšitelný (Slabbekoorn & Boer-Visser 2006, Bermúdez-Cuamatzin et al. 2009, Cardoso & Atwell 2010). Williams et al. (2013) pozorovali u strnadců skvrnitých (*Passerculus sandwichensis*) během třicetiletého výzkumu posun ve frekvenci zpěvu. Jako jednu z možných příčin těchto změn uvedli reakci pěvců na měnící se hlasitost okolního prostředí, ať již přírodního, či antropogenního původu. Přirozené zdroje hluku mohou být například rychle tekoucí voda v řece nebo vodopády (Brumm & Slater 2006). V blízkosti lidských sídel jsou však pěvci stále častěji vystavováni vyšší míře antropogenního hluku. Vzhledem k tomu, že je převážně nízkofrekvenční, snaží se pěvci zvyšovat minimální frekvenci svého zpěvu do takové míry, aby se s narůstajícím okolním hlukem nepřekrýval. Tímto jevem je vysvětlován i výsledek

dlouhodobé studie srovnávající nahrávky hýlů rudoprsých (*Haemorrhous mexicanus*) pořízených na Long Islandu v New Yorku. Mezi lety 1975 a 2012 došlo k prokazatelnému zvýšení minimální frekvence u nejpoužívanějších slabik (Ju et al. 2019). Problematika zvyšujícího se antropogenního hluku je v posledních letech stále častější z důvodu rozšiřování městských aglomerací či zvyšování množství dopravních koridorů (např. Slabbekoorn & Peet 2003, Fernández-Juricic et al. 2005, Luther & Baptista 2009, Luther & Derryberry 2012, Ju et al. 2019).

Lidé jsou zodpovědní i za další změny v prostředí, které mohou vést i ke ztrátě vhodného habitatu pro hnízdění a tím k zániku lokálních populací. To se může projevit na geografické variabilitě zpěvu. Kupříkladu strnad luční (*Miliaria calandra*) je ve Velké Británii vázán na zemědělsky obhospodařovanou krajinu, konkrétně na plochy obilných polí, které jsou rozděleny živými ploty a remízky. Při osmiletém studiu v oblasti White-Horse Hill nedošlo ke změnám ve využití zemědělské krajiny. Velikosti sledovaných populací strnadů zůstaly během let konstantní a stejně tak došlo pouze k minimálním změnám hranic jejich dialektů (McGregor & Thompson 1988). V návaznosti na tuto práci pak Holland et al. (1996) předpokládají, že právě rychlá přeměna krajiny na pastviny pro chov ovcí i úbytek živých plotů v průběhu patnácti let na jimi sledované lokalitě způsobila zánik vhodného prostředí pro tento druh a tím početní změny v lokálních populacích. Pokud se samci na začátku hnízdní sezóny vrátili na místo, na kterém se podmínky staly nepříjemné pro hnízdění, přesunuli se raději na vhodnější lokalitu, a tím došlo i ke zřetelným změnám hranic dialektů (Holland et al. 1996).

Ztrátou či fragmentací vhodného prostředí může dojít k rozdělení velkých populací na několik menších. V každé z nich se pak geneticky vázané vlastnosti nebo i zpěv, jenž může být přenášen učením, mohou vyvíjet různě (Laiolo & Tella 2007, Jamieson & Lacy 2012). Uplatňuje se tzv. efekt hrdla láhve, který má vliv i na podobu zpěvu nově vzniklých populací. Jedinci, kteří pocházeli ze zdrojové populace, nemusí mít ve svém repertoáru všechny typy zpěvu, které se v ní vyskytovaly, a některé struktury se tak v nových populacích nemusí vyskytovat. Tím se sníží jejich kulturní diverzita oproti zdrojové populaci (Hooson & Jamieson 2003, Lang & Barlow 1997, Ju et al. 2019). Rozdělení zdrojové populace laločníků druhu *Philesturnus rufusater* z ostrova Hen poblíž Severního ostrova Nového Zélandu a následný padesátiletý vývoj zpěvu jednotlivých nově ustanovených populací potvrzuje výše zmíněný efekt hrdla láhve a s ním související kulturní ochuzení. Nejvíce se podobal zpěv zdrojové populace a populací z ní bezprostředně vzniklých. Ty byly vytvořeny převozem jedinců z původní populace na nové lokality, aby se zvýšila šance na záchranu druhu. Z těchto nově vzniklých populací se pak ptáci samovolně šířili dále. Tím však docházelo ke stále většímu

kulturnímu odlišování jednotlivých nově vznikajících populací od té zcela původní (Parker et al. 2012), viz Obrázek 2.



Obrázek 2: Zobrazení historie přesunu laločníků (*Philesturnus rufusater*) s názvy původní a nově vytvořených populací. Šipkami je vyznačen přesun jedinců introdukcí nebo přirozenou kolonizací mezi populacemi (a). Vedle pak zobrazení jednotlivých populací na ostrovech poblíž Severního ostrova Nového Zélandu (b). Upraveno podle Parker et al. (2012).

U úspěšně založených populací dochází v průběhu let ke zvyšování počtu jedinců. To má vliv na její udržitelnost a prosperitu a ovlivňuje kulturní přenos v populaci (Laiolo et al. 2008, Sebastián-González & Hart 2017). Během 37leté studie na hýlech rudoprsých s rostoucí velikostí populace zpěvy jednotlivých samců stále více odlišovaly, a to z důvodu úpravy již dříve známých zpěvů a menšího sdílení jednotlivých typů mezi jedinci. Jak se zvyšovala populační hustota, měli samci příležitost slyšet více typů zpěvu a ty nadále upravovat, což vedlo i k větší diverzitě typů zpěvu v populaci (Ju et al. 2019). K úpravám mohlo docházet nepřesným napodobováním i rekombinací již dříve známých zpěvů, jak již v minulosti ukázali u tohoto druhu Mundinger (1975) a Tracy & Baker (1999).

2.2. Vliv sociálních interakcí na podobu zpěvu

Dalším důležitým faktorem, který ovlivňuje podobu zpěvu v dané populaci, jsou sociální interakce mezi jedinci. Ty se nemusí omezovat pouze na komunikaci v rámci populace, vzájemně se mohou ovlivňovat i jedinci z populací různých. Ptáci tak pozměňují svůj zpěv při reakci na nově příchozího jedince nebo naopak při disperzi do oblasti s odlišným zpěvem (Payne 1985, Trainer 1989). Tyto změny jsou častější u druhů, kde jsou ptáci schopni pozměňovat svůj zpěv i v dospělosti (např. Payne 1985, Espmark & Lampe 1993).

Právě celoživotní schopnost učit se zpěvu může být příčinou jeho změny v rámci populace u lejsků černohlavých (*Ficedula hypoleuca*). Během tří hnízdních sezón došlo u sledované populace k prodloužení některých frází. Ty také zahrnovaly více elementů i různých slabikových typů (Espmark & Lampe 1993). Neukončené učení stálo také za změnami zpěvu u vdovek malých, které byly dokumentovány jak na úrovni jedinců, tak celé populace (Payne 1985). Zástupci tohoto druhu hnízdně parazitují na amarantech malých (*Lagonosticta senegala*) a během svého života se nejdříve učí zpěvu svého pěstounského páru a teprve následně zástupců vlastního druhu. Všechny typy zpěvu pak v jejich bohatém repertoáru zůstávají po celý život. Typy zpěvů včetně těch, které slouží jako mimikry pro komunikaci s hostitelským druhem, jsou v populaci sdíleny (Payne 1979, 1981). Právě sdílení zpěvu vdovek vedlo k úpravám jejich zpěvu mezi hnízdními sezónami a výjimečně již v průběhu jednotlivých sezón. Někteří samci zpívali nové typy zpěvu, když se přesunuli do jiné populace a přizpůsobili se zpěvu tamních samců. Po osmi letech tak v rámci konkrétní dlouhodobě sledované populace zůstala zachována v nezměněné podobě pouze polovina původních typů zpěvu (Payne 1985).

K podobné obměně repertoáru došlo během tří let v populaci vlhoveců žlutokostřecových (*Cacicus cela vitellinus*). V tomto případě zůstala zachována méně jak polovina původních typů zpěvů, a došlo k tomu dokonce mezi dvěma po sobě jdoucími sezónami. Větší vliv na to mělo sdílení zpěvu mezi jedinci v populaci než přejímání nových struktur od přistěhovalých samců s odlišným repertoárem. Ti po imigraci do nové populace měnili svůj zpěv na typ zpěvu původních samců na lokalitě. Změny mezi lety se u všech místních samců vyskytovaly zároveň a měly i stejný charakter. Důvodem může být úprava zpěvu improvizací dominantního samce v populaci a snaha ostatních samců se této podobě přiblížit a být tak zvýhodněni během období hnízdění (Trainer 1989). Patrný byl vliv sdílení struktur zpěvu i u slavíků tmavých. Sorjonen (1987) ve své šestnáctileté studii ukázal, že sousedé měli navzájem dokonce podobnější zpěv, než když byl porovnáván repertoár jednotlivce mezi sezónami.

Díky sdílení zpěvu a přesunům ptáků mezi populacemi se může zvyšovat počet typů slabik ve zpěvu jedinců i celé populace. K tomu nemusí docházet rovnoměrně z roku na rok. Frekvence přibývání nových struktur je závislá na počtu jedinců v populaci a míře disperze (Grant & Grant 1996, Ju et al. 2019). Právě změny ve složení jedinců způsobené příchodem nových mladých samců do populace mohly mít vliv na podobu repertoáru rákosníků velkých (*Acrocephalus arundinaceus*). U sledovaných samců docházelo během čtyř let k nestejněmému nárůstu počtu nových typů slabik. Je také možné, že samci měli všechny slabiky ve svém repertoáru již dříve a pouze je obměňovali dle nastalé situace v konkrétním

roce, ať již jako reakci na změny prostředí, či právě kvůli interakci s novými jedinci (Wegrzyn & Leniowski 2010).

U mladých jedinců bývá také častější pohyb mezi populacemi, když si hledají místo pro vlastní teritorium (např. Anderson et al. 2005, O'Loghlen et al. 2011, Ho et al. 2014). Ti se pak na nové lokalitě mohou učit novým zpěvům (např. Jenkins 1977, Wegrzyn & Leniowski 2010) a mohou tak mít v repertoáru slabiky či typy zpěvů z obou populací. To vede i ke vzniku tzv. hybridních zpěvů na takových místech, kde dochází ke kontaktu populací s různým zpěvem (Harbison et al. 1999, Luther & Baptista 2009). Příkladem mohou být strnadci bělokorunkatí. Samci poddruhu *oriantha* z jedné sledované populace do svého zpěvu zahrnuli trylek typický pro odlišný dialekt sousední populace (Harbison et al. 1999).

Na populacích strnadců byla zjišťována reakce jednotlivých ptáků na zpěv z různých populací i z odlišných let. Využity byly playbackové nahrávky. Sledované samice reagovaly nejvíce na ty typy zpěvů, které zpívali samci z jejich vlastní populace v aktuální rok. O něco méně pak reagovaly na zpěv samců ze své populace z let předchozích. Nejméně je zaujaly zpěvy z odlišných populací (Derryberry 2007). Stejný experiment byl na strnadcích proveden i o čtyři roky později s podobným výsledkem. I tentokrát byla nejsilnější reakce, zde již samců i samic, na současný zpěv z jejich populace. Zajímavé však bylo, že nerozlišovali mezi starším zpěvem své populace a současným zpěvem populace vzdálené. Nejmenšího zájmu se dostávalo starším zpěvům z velmi vzdálených populací (Derryberry 2010). Pokud tedy chtějí samci do další generace přenést co nejvíce své genetické informace a úspěšně hájit své teritorium, musí řádně přizpůsobovat svůj zpěv. Vliv interakcí mezi jedinci byl ukázán i během osmnácti let na pěnkavách obecných (*Fringilla coelebs*). Čím větší procentuální zastoupení v populaci měl daný typ zpěvu, tím větší byla pravděpodobnost jeho přenosu do další generace v následující hnízdní sezóně (Ince et al. 1980).

Interakce mezi jedinci mohou rovněž probíhat při jejich migraci na zimoviště, kde se setkávají ptáci s odlišným zpěvem. Například mladí strnadci bělokorunkatí tak během svého prvního roku mohou odposlouchávat zpěv z různých dialektů. Po ustálení jejich teritoria následující hnízdní sezónu vyřazují ze svého zpěvu jednotlivé struktury tak, aby zpívali co nejpodobněji svým sousedům. Navzdory tomu u nich může dojít k rekombinaci některé části zpěvu (Chilton & Lein 1996). Tato skutečnost může být příčinou toho, že v rámci migrujících druhů, jako právě u některých strnadců nebo lesňáček, dochází častěji ke změnám v repertoáru (např. Luther & Baptista 2009, Janes & Ryker 2013), než u druhů sedentárních, kde byla stabilita zpěvu zaznamenána u zástupců strnádek či pěnkavek (např. Wiens 1982, Goodale & Podos 2010).

3. Dlouhodobá stabilita zpěvu

Stabilitu zpěvu je mnohem snazší ověřit u jedinců, které můžeme, alespoň teoreticky, sledovat po celý jejich život, než u celé populace. Zároveň je jasné, že i u druhů, kde studie prokázaly stabilitu zpěvu jedinců (Wiens 1982, Kirschel et al. 2011, Barišić et al. 2018), se zastoupení typů zpěvů a slabik v populaci může měnit v návaznosti na měnící se skladbu jedinců. Například samci strnadů černocephalých (*Emberiza melanocephala*) mají unikátní kombinaci slabik tvořící jejich zpěv, který se během let nemění. V populaci ho mezi sebou téměř nesdílí, nicméně v průběhu let může dojít k obměně jedinců. Tak tomu bylo u šestileté studie Barišiće et al. (2018), kdy se tím pádem diverzita typů zpěvu v rámci populace během let navzdory stabilitě populačního slabikového repertoáru změnila.

Lze proto předpokládat, že dlouhodobá stabilita zpěvu v rámci celé populace je u pěvců spíše výjimkou a bude existovat jen za specifických podmínek. Navíc je nutné sledovat danou populaci dostatečně dlouho. Během krátké doby lze sice určit stabilitu zpěvu u jednotlivých okroužkovaných jedinců, nicméně k potvrzení stability zpěvu celé populace to obvykle nestačí (Wiens 1982, Kirschel et al. 2011). Ke změně repertoáru v populaci totiž může dojít díky rozsáhlé výměně jedinců způsobené např. disperzí či nástupem nové generace. To nemusí být během krátké doby studie zaznamenáno, a tudíž není možné pozorovat, jaký vliv by tyto změny měly na repertoár celé populace (např. Payne 1985, Trainer 1989). Příkladem krátkodobé studie byl tříletý výzkum na strnádkách pelyňkových (*Amphispiza belli*). U okroužkovaných samců nebyly zaznamenány změny zpěvu v průběhu dne, hnízdní sezóny ani mezi jednotlivými roky. Vzhledem k tomu, že se ptáci vraceli každoročně na stejné hnízdiště, nebylo možné určit, zda by ke změně zpěvu jedinců nedošlo v případě disperze do jiné populace s odlišným zpěvem. Sám autor připouští, že pro vyvrácení či naopak potvrzení proměnlivosti zpěvu v populaci i u jedinců v čase by bylo zapotřebí provést delší a obsáhlejší studie (Wiens 1982).

Jedním z faktorů, které v populaci zapříčiňují variabilitu zpěvu, jsou malé chyby v jeho napodobování. Jelikož zpěv není u pěvců pouze vrozený a jedinci se mu musí nejprve učit, dochází v některých případech k jeho nechtěným úpravám nepřesným kopírováním od ostatních (Chilton & Lein 1996, Harbison et al. 1999, Parker et al. 2012, Janes & Ryler 2013). Ačkoli tyto změny jsou na úrovni jedinců nepatrné, při jejich kumulaci po více generací mohou mít vliv na podobu repertoáru populace. Pokud však k těmto chybám nedochází příliš často, či jsou pouze drobné, tak ani během dlouhé řady let nemusí být nikterak zásadní. To je i případ repertoáru populace pěnkavek prostředních (*Geospiza fortis*), kde ani po 38 letech nedošlo

k signifikantním změnám (Goodale & Podos 2010). Zato zpěv jim blízkce příbuzných pěnkavek kaktusových (*Geospiza scandens*) se během 22 let trvajícího průběžného sledování proměňoval. Oba druhy přitom mají stejný způsob života: jsou monogamní a po ustálení teritorií už nedochází k velkým změnám jejich hranic, a to ani mezi hnízdními sezónami. Tudíž je velmi nepravděpodobné, že by zjištěná, i když nízká míra variability zpěvu v čase u pěnkavek kaktusových byla způsobena disperzí jedinců z jiné populace. Autoři ji stejně jako u pěnkavek prostředních přičítali chybám v kopírování zpěvu (Grant & Grant 1996).

U pěnkavek kaktusových však autoři (Grant & Grant 1996) zmiňují, že změny zpěvu na úrovni populace mohly být patrnější z toho důvodu, že během studie došlo ke značnému poklesu počtu jedinců a tím i k vymizení variant jejich zpěvu z repertoáru populace. Podobně byl vliv velikosti populace na míru stability zpěvu pozorován u poddruhu strnadců bělokorunkatých: *oriantha*. Zpěv ve větších populacích byl během 26 let dlouhé studie daleko stabilnější než v menších. To mohlo být způsobeno disperzí jedinců z větších populací, kteří v menších snadněji obhájili teritorium z důvodu menší konkurence. Díky tomu zanesli do nové populace své odlišné zpěvy. Nicméně v tomto konkrétním případě mohlo způsobit odlišnou míru variability zpěvu také to, že v okolí jednotlivých sledovaných populací bylo různé prostředí, které mohlo podléhat odlišným změnám (Harbison et al. 1999).

Podoba prostředí měla vliv i na populaci jiného poddruhu strnadce: *nutalli*. Deset let bylo sledováno několik populací v oblasti Berkeley Hills v Kalifornii. Během této doby došlo ke značné změně hranic jednotlivých dialektů. Jedním důvodem byla dlouhá zima, která zničila porosty vegetace na hřebeni Berkeley Hills a tím se vytvořilo otevřené prostředí vhodné pro kolonizaci strnadci. Místních populace doznala v následujících letech značného nárůstu a rozšířila se dále po hřebeni. Naopak extrémní sucho, které v oblasti nastalo ke konci sledovaného období, zapříčinilo pokles počtu jedinců jiné populace. Tím došlo k vymizení jejího dialektu v dané oblasti zasažené suchem. Navzdory změnám v distribuci, samotná podoba dialektů pozměněna nebyla (Trainer 1983). Později u tohoto poddruhu Petrinovich (1988) na okroužkovaných ptácích potvrdil, že repertoár samců strnadců se po ustanovení jejich teritoria nemění. Nicméně u několika málo jedinců byly zjištěny nepatrné změny v repertoáru způsobené výměnou některých elementů v jejich zpěvu. Pravděpodobně se však jednalo pouze o učící se mladé jedince.

Svůj podíl na zastoupení typů zpěvu v populaci mohou mít i samice, a to preferencí těch zpěvů, dle kterých si vybírají partnera. Velkou roli to hraje hlavně u druhů, u kterých se mládřata učí podobu zpěvu napodobováním svých otců. Konkrétně u pěnkavek prostředních se zjistilo, že samice preferují typy zpěvu, které jsou v populaci zastoupeny méně. Touto

preferencí následně došlo k nárůstu počtu mládřat samců, kteří mají méně frekventovaný typ zpěvu, a tím i ke zvýšení procentuálního zastoupení těchto typů v populaci. Navzdory takovým změnám však zůstala podoba jednotlivých typů zpěvu, a tím pádem i složení repertoáru celé populace, během šesti let nepozměněna (Gibbs 1990). Kopírováním zpěvu od otce se učí i příbuzný druh pěnkavek kuželozobých (*Geospiza conirostris*). Ani u nich nebyly na konci šestiletého výzkumu zaznamenány změny v podobě zpěvu v populaci ani u jedinců (Grant 1984). Je tedy možné, že přenos zpěvu z generace na generaci přes otce na syny vede k větší stabilitě zpěvu v populaci (Grant 1984, Gibbs 1990, Goodale & Podos 2010).

4. Stabilita různých částí a typů zpěvu

Primárními funkcemi zpěvu je lákání samic nebo obrana teritoria (Catchpole & Slater 2008). Ovšem nejde o jeho jediné funkce. Některé části mohou sloužit k rozpoznávání jedinců mezi sebou nebo minimálně k odlišení různých dialektů (např. Kermott & Johnson 1991, Chilton & Lein 1996, Forstmeier & Balsby 2002, O’Loghlen et al. 2013). Odlišným funkcím různých částí zpěvu je přisuzováno i to, že některé typy podléhají strukturním změnám více než jiné (Nelson et al. 2004). Ovšem neexistuje mnoho prací, které by se touto tematikou zabývaly. Příkladem může být tři dekády trvající stabilita podoby tzv. „buzz“ segmentu zpěvu strnadců skvrnitého. Ostatní části zpěvu byly při porovnání s tímto segmentem v čase variabilnější. Williams et al. (2013) tento rozdíl přisuzují právě funkci zmíněného segmentu v mezidruhovém rozpoznávání či identifikaci dialektu daného jedince.

K rozpoznání dialektu může v některých případech sloužit i neměnnost podoba závěrečného trylku. U poddruhu strnadců bělokorunkatých: *pugetensis*, vydržela relativně stabilní v průběhu 25 let (Nelson et al. 2004). Ovšem v případě jiné populace tohoto poddruhu strnadců se u jednoho ze sledovaných dialektů změnila právě podoba terminálních slabik. Během sedmi let došlo ke změně tempa, tvaru, a dokonce i délky závěrečné fáze. Jelikož se tato změna u žádného dalšího sledovaného dialektu nevyskytla, důvod byl v tomto případě připisován chybám v kopírování dané části zpěvu (Chilton & Lein 1996). Rozdílná stabilita některých částí je připisována i možnosti improvizace v méně důležitých částech zpěvu (Nelson et al. 2004).

Používání různých kategorií zpěvu v jiném kontextu a také jejich odlišná stabilita v čase je pozorována u lesňáčkovitých pěvců (*Parulidae*). Dvě kategorie zpěvů vyskytující se u některých druhů jsou označovány jako „Type I“, který zpívají samci častěji na začátku sezóny před párováním, a „Type II“ zpívány více po párování a během období hájení teritoria

(Spector 1992). U lesňáčků žlutohlavých (*Setophaga occidentalis*) došlo během jedenácti let u „Type I“ ke ztrátě některých slabik a rozpadu jedné fráze na dvě odlišné. Avšak v „Type II“ nic takového pozorováno nebylo. Změny „Type I“ byly přičteny chybám v kopírování a kombinování různých zaslechnutých zpěvů mladými jedinci během učení (Janes & Ryker 2013).

Chybné kopírování však může být jen jedním z možných vysvětlení odlišných změn mezi kategoriemi. Příbuzní lesňáčci žlutotemenní (*Dendroica pensylvanica*) mají kategorie zpěvu označované jako tzv. zpěvy se zdůrazněným koncem („*accented-ending song*“) využívané více při komunikaci se samičkami, a tzv. zpěvy bez důrazu na konci („*unaccented-ending song*“) zpívané spíše při kontaktu se soky. A právě odlišné využití kategorií zpěvu může být důvodem rozdílné dynamiky změn. Během devatenácti let se zpěvy z kategorie „bez důrazu na konci“ meziročně měnily. Zahrnovaly větší množství již dříve známých elementů, či se v nich objevily elementy nové. Oproti tomu zpěvy „se zdůrazněným koncem“ se za celou dobu téměř nezměnily. Typy frází i elementů u nich přetrvaly velice dlouho, objevovaly se v populaci s konstantní frekvencí a nový typ zpěvu se objevil za celých 19 let pouze jednou (Byers et al. 2010). Kategorie zpěvů využívána při námluvách může být stabilnější z toho důvodu, že je nutná při mezidruhové identifikaci a pro snadnější zhodnocení kvalit daného samce (Zahavi 1980, Podos & Nowicki 2004).

5. Diskuze

Prací, které se zabývají změnami zpěvu v rámci jedinců i celých populací z dlouhodobého hlediska, není mnoho. Hlavním důvodem bude zřejmě časová náročnost, ale opominout nelze ani nestálost populací v čase. Kolísání populační velikosti, které může vést i k zániku celé sledované populace, způsobují např. nově nastalé nepříznivé přírodní podmínky, jakými jsou extrémní sucho (Trainer 1983) nebo ztráta vhodného habitatu kvůli zemědělské činnosti (Holland et al. 1996). V některých případech se pak mohou početní změny v populaci odrazit na změnách ve zpěvu. Úbytkem ptáků může dojít i ke snížení diverzity zpěvu v rámci populace (např. Grant & Grant 1996, Harbison et al. 1999). Jednotliví sledovaní ptáci zase mohou v průběhu studie uhynout nebo se přestěhovat do populace, která není zkoumána.

Navzdory tomu se většina z citovaných dlouhodobých prací věnovala zpěvu na konkrétní lokalitě déle jak deset let. Kontinuální nahrávání po celou dobu však bylo spíše výjimečné (např. Sorjonen 1987, Byers 2010). Častěji byla provedena dvě nahrávání, mezi kterými uběhla různě dlouhá řada let (např. Ince et al. 1980, Chilton & Lein 1996,

Goodale & Podos 2010). V některých případech došlo i k porovnávání nahrávek s jinými autory, kteří danou lokalitu sledovali o několik let dříve (např. Trainer 1983, Nelson et al. 2004). Dlouhodobější práce se nejspíše s ohledem na krátký život pěvců zabývaly změnami zpěvu na úrovni jedinců daleko méně. V některých případech nebyli jedinci ani značeni a jejich individualita byla odhadována dle místa zaznamenání ptačího zpěvu (např. Trainer 1983). Častěji tak byl vývoj jejich zpěvu popisován v krátkodobějších pracích, které neprobíhaly více jak 10 let a v nichž bylo nahrávání téměř vždy kontinuální (např. Wiens 1982, Gibbs 1990, Barišić et al. 2018).

Pokud sledujeme změnu zpěvu u jedinců, je podstatné, v jaké fázi sezóny se výzkum odehrává. V případě, že nahráváme v průběhu hnízdění, kdy jsou již samci spárovaní se samicemi, jsou ptáci mimo jiné ve zpěvu méně aktivní. Například lejsci černohlaví v tomto období zahrnují do svého zpěvu méně elementů a tím ho zjednodušují (Espmark & Lampe 1993). U strnádek pelyňkových byl pak na začátku sezóny zaznamenán delší zpěv s více elementy než v jejím pozdějším průběhu (Rich 1981). Pokud tak každé nahrávání probíhá v jiné části sezóny, může být chybně určena meziroční variabilita jejich zpěvu. Na začátku sezóny také samci ještě nemusí mít svůj zpěv náležitě ustálen a objevují se v něm struktury, které mohou být v její pozdější fázi vyřazeny. To se týká hlavně mladých jedinců, kteří se zpěvu teprve učí (např. Trainer 1989, Chilton & Lein 1996). Někteří autoři se tento potenciální zdroj chyb snaží minimalizovat. Například Trainer (1989) ze své studie vyřadil jedince mladší tři let. U zkoumaných vlhoveců žlutokostřecových je totiž známo, že se jim zpěv ustálí až po třetím roce života. Problémem však může být, že věk jedinců není vždy snadné spolehlivě určit (Wegrzyn & Leniowski 2010).

Výsledek učení může být u jedinců ovlivněn okolním prostředím a vnést tak změnu do repertoáru celé populace. Některé komponenty zpěvu jsou v určitém prostředí hůře přenášeny a pěvci je tak na dané lokalitě zpívají méně či vůbec. Mladí ptáci tudíž nemají možnost se je naučit, jak předpokládá tzv. *ranging hypothesis* (např. Morton 1986, Rothstein & Fleischer 1987). Vzhledem k tomu se během let i u druhů s ukončeným učením zpěvu mohl proměňovat repertoár populace vlivem prostředí (Tubaro 1993). Drobné změny v repertoáru takovýchto druhů rovněž zapříčiňuje i chybné kopírování zpěvu ze strany juvenilů. To nemá podstatný vliv na podobu zpěvu jedinců, nicméně kumulace malých chyb po vícero generací ovlivňuje zpěv populace z dlouhodobého hlediska (např. Harbison et al. 1999, Goodale & Podos 2010).

Na dlouhodobé změny zpěvu v populaci mohou mít vliv i samice – někde stabilizující, jinde naopak. U některých druhů si samice přednostně vybírají samce, kteří zpívají takový typ zpěvu, který je co nejméně podobný zpěvu jejich otce a zabraňují tak inbreedingu (Gibbs 1990).

U jiných druhů naopak volí známou podobu zpěvu, čímž upřednostňují samce z vlastní populace (Grant & Grant 1996). Ovlivňují tak genový i kulturní tok v populaci, zvláště u druhů, kde dochází k přenosu zpěvu z otce na potomky skrze učení (Grant & Grant 1996, Goodale & Podos 2010). U pěnkavek prostředních dokonce samice preferují samce se vzácnějším typem zpěvu a tím mění jejich poměry v následující generaci (Gibbs 1990). Jde o tzv. frekvenčně závislou selekci, která byla popsána i u jiných živočichů (např. Singh & Chatterjee 1989). Díky tomu se v populaci může udržovat neustálá variabilita jistých znaků, jako např. právě zpěvu.

Zpěv má u různých druhů odlišně složitou strukturu. To může mít vliv i na míru jeho stability v čase. V případě, že má druh tzv. komplexní zpěv, neboli že jeho zpěv zahrnuje větší množství různých slabik a frází, může se v průběhu let měnit více než u druhů s jednodušším složením zpěvu. Pokud porovnáme hýla rudokrkého (Ju et al. 2019) nebo slavíka tmavého (Sorjonen 1987), kteří mají relativně komplexní zpěv, např. s galapážskými pěnkavkami (např. Grant 1984, Gibbs 1990) nebo strnadci bělokorunkatými (např. Derryberry 2007), zjistíme, že první zmíněné druhy mají dle dostupných publikací zpěv v čase proměnlivější.

Jen na málo druhích pěvců bylo provedeno větší množství dlouhodobých studií zpěvu. U pěnkavek prostředních byla dvěma studiemi popsána stabilita jejich zpěvu. Důvodem mohlo být věrné kopírování zpěvu z otce na syna a snaha o udržení této podoby i v dospělosti (Gibbs 1990, Goodale & Podos 2010). Další dvě práce se zabývaly populacemi strnádů lučních a obě poukázaly na variabilitu ve zpěvu. Změny však byly zaznamenány v jiné části zpěvu a také je způsobil odlišný faktor (McGregor & Thompson 1988, Holland et al. 1996). Nedostatek prací o jednotlivých druzích znemožňuje objektivní zhodnocení vývoje jejich zpěvu. Výjimkou by mohly být studie na americkém strnadci bělokorunkatém, o kterém bylo napsáno kolem desítky prací, jež se dlouhodobě zabývaly změnami zpěvu. Jenže autoři se věnovali většinou rozdílným poddruhům. Konkrétně dvě práce zabývající se poddruhem *nutalli* objevily v obou případech stabilitu vyvolanou tím, že samci po ustanovení teritoria již zpěv neměnili. Tento poddruh tak nejspíše patří mezi pěvce s ukončeným učením (Trainer 1983, Petrinovich 1988). Kdežto u poddruhu *pugetensis* byla zaznamenána variabilita způsobená chybným kopírováním nebo úmyslnou improvizací ve zpěvu (Chilton & Lein 1996, Nelson et al. 2004).

Sledované druhy můžeme rozdělit do skupin podle způsobu jejich života, konkrétně na druhy migrující a sedentární, které byly mezi dlouhodobými pracemi zastoupeny téměř shodně. U sedentárních druhů jsou bezmála rovnoměrně zastoupeny práce ukazující stabilitu (např. Wiens 1982, Goodale & Podos 2010), i popisující variabilitu určitých částí zpěvu (např. Jenkins 1977, Holland et al. 1996). Naopak u migrujících druhů je výrazně vyšší

zastoupení prací potvrzujících změnu zpěvu (např. O’Loghlen et al. 2011, Janes & Ryker 2013), kdežto jeho stabilita byla zaznamenána spíše výjimečně (např. Petrinovich 1988, Harbison et al. 1999). Tento fakt může být způsoben tím, že migrující jedinci jsou na zimovištích ovlivňováni odlišným zpěvem ptáků z jiných populací, než se kterými se setkávají v oblasti svého hnízdiště (např. Chilton & Lein 1996).

Zejména u starších prací je dobré brát v potaz, že zjištěná stabilita či variabilita zpěvu může být zatížena i autorovým úsudkem. Lze si toho povšimnout kupříkladu u práce, kterou Nottebohm (1969) z důvodu chybějícího nahrávacího zařízení během terénního výzkumu doplnil pouze o ručně vytvořené grafické znázornění odposlouchávaného zpěvu. Dalším příkladem může být publikace, kterou zveřejnil Hansen (1999). V ní uvádí, že během devatenáctiletého výzkumu nedošlo ke změnám podoby zpěvu sledovaných strnadů obecných (*Emberiza citrinella*). Nicméně porovnávání přiložených sonogramů zpěvu bylo prováděno pouze vizuálně a některé patrné odlišnosti nejsou autorem brány v potaz.

Technický vývoj nám dnes umožňuje stále lépe a objektivně zaznamenat zpěv a využívat nové metody analýzy díky specializovaným počítačovým programům. Nejen díky tomu by do budoucna mohlo dojít ke vzniku většího množství prací, které by se zabývaly problematikou dlouhodobých změn v ptačím zpěvu, a to na úrovni jedinců i populací.

6. Závěr

Časová variabilita podoby zpěvu u pěvců není výjimečná a z této literární rešerše vyplývá řada faktorů, které ji mohou způsobit. Nelze však jednoznačně určit, který z nich by měl být tím nejdůležitějším. U většiny prací, které se dlouhodobými změnami zpěvu zabývaly, byl popsán současný efekt více faktorů. Autoři samotní o jejich vlivu nebyli často plně přesvědčeni. Navzdory tomu lze uvést alespoň ty faktory, kterým byly změny nebo naopak stabilita zpěvu nejčastěji připisovány.

Jedním z důležitých faktorů, který má vliv především na zpěv jedinců, je schopnost jednotlivých druhů se mu učit. Jejich zpěv díky tomu může být během života ovlivňován dalšími faktory, například sociálními interakcemi. K nim patří sdílení zpěvu mezi jedinci v populaci nebo s nově přistěhovanými ptáky. Během napodobování a leckdy vzájemnému učení zpěvu také dochází k zanesení chyby a tím k jeho povětšinou nechtěnému pozměnění. Všechny tyto změny mají často dopad i na podobu repertoáru celé populace.

Repertoár populace je kromě výše uvedených faktorů, zdá se, nejvíce ovlivněn podobou prostředí v okolí populace, na jejíž změny v čase ptáci reagují úpravou svého zpěvu. Změny

habitatů mohou být způsobeny přírodními vlivy, ale také aktivitou člověka. Pokud chtějí ptáci v nových podmínkách přežít, prosperovat a předat dál svou genetickou informaci, musí se jim co nejlépe přizpůsobit. To zahrnuje i úpravu jejich zpěvu. V opačném případě může dojít k početnímu poklesu v populacích, který následně vyvolá další změny zpěvu.

Stabilita zpěvu je typická pro zástupce druhů s ukončeným učením, a to převážně na úrovni jedinců. Ukázalo se, že v rámci populací jde spíše o ojedinělou záležitost, která byla zaznamenána kupříkladu u ostrovních druhů, u nichž dochází ke kulturnímu přenosu zpěvu z otce na syna.

Poznatky plynoucí z této rešerše bych ráda dále využila ve své diplomové práci, během které se budu věnovat časové i geografické variabilitě zpěvu lindušky lesní (*Anthus trivialis*). V rámci několika lokalit na území České republiky již po více než deset let probíhá jejich nahrávání. Vzhledem k tomu existuje dostatečné množství dat pro výzkum dlouhodobých změn ve zpěvu výše zmíněného druhu pěvce.

Seznam použité literatury

- Anderson, K. E., Rothstein, S. I., Fleischer, R. C., & O’Loghlen, A. L. (2005).** Large-scale movement patterns between song dialects in brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*). *The Auk*, 122(3), 803-818.
- Barišić, S., Ćiković, D., Tutiš, V., Kralj, J., & Hoi, H. (2018).** Song structure and variability in the Black-headed Bunting (*Emberiza melanocephala*). *Journal of ornithology*, 159(2), 389-400.
- Beecher, M. D., & Brenowitz, E. A. (2005).** Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends in ecology & evolution*, 20(3), 143-149.
- Bermúdez-Cuamatzin, E., Ríos-Chelén, A. A., Gil, D., & Garcia, C. M. (2009).** Strategies of song adaptation to urban noise in the house finch: syllable pitch plasticity or differential syllable use? *Behaviour*, 164(9), 1269-1286.
- Brown, T. J., & Handford, P. (2000).** Sound design for vocalizations: quality in the woods, consistency in the fields. *The Condor*, 102(1), 81-92.
- Brumm, H., & Slater, P. J. (2006).** Ambient noise, motor fatigue, and serial redundancy in chaffinch song. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(4), 475-481.
- Byers, B. E., Belinsky, K. L., & Bentley, R. A. (2010).** Independent cultural evolution of two song traditions in the chestnut-sided warbler. *The American Naturalist*, 176(4), 476-489.
- Cardoso, G. C., & Atwell, J. W. (2011).** Directional cultural change by modification and replacement of memes. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 65(1), 295-300.
- Catchpole, C. K., & Slater, P. J. (2008).** *Bird song: biological themes and variations*. Cambridge university press.
- Chilton, G., & Lein, M. R. (1996).** Long-term changes in songs and song dialect boundaries of Puget Sound White-crowned Sparrows. *The Condor*, 98(3), 567-580.
- Dawkins, R. (1998).** *Sobecký gen*. Praha: Mladá fronta.
- Derryberry, E. P. (2007).** Evolution of bird song affects signal efficacy: an experimental test using historical and current signals. *Evolution*, 61(8), 1938-1945.
- Derryberry, E. P. (2009).** Ecology shapes birdsong evolution: variation in morphology and habitat explains variation in white-crowned sparrow song. *The American Naturalist*, 174(1), 24-33.
- Derryberry, E. P. (2010).** Male response to historical and geographical variation in bird song. *Biology Letters*, 7(1), 57-59.
- Espmark, Y. O., & Lampe, H. M. (1993).** Variations in the song of the pied flycatcher within and between breeding seasons. *Bioacoustics*, 5(1-2), 33-65.
- Fernández-Juricic, E., Poston, R., De Collibus, K., Morgan, T., Bastain, B., Martin, C., Jones, K., & Treminio, R. (2005).** Microhabitat selection and singing behavior patterns of male house finches (*Carpodacus mexicanus*) in urban parks in a heavily urbanized landscape in the western US. *Urban habitats*, 3(1), 49-69.

- Forstmeier, W., & Balsby, T. J. (2002).** Why mated dusky warblers sing so much: territory guarding and male quality announcement. *Behaviour*, 139(1), 89-111.
- Garamszegi, L. Z., Pavlova, D. Z., Eens, M., & Møller, A. P. (2006).** The evolution of song in female birds in Europe. *Behavioral Ecology*, 18(1), 86-96.
- Gibbs, H. L. (1990).** Cultural evolution of male song types in Darwin's medium ground finches, *Geospiza fortis*. *Animal Behaviour*, 39(2), 253-263.
- Goodale, E., & Podos, J. (2010).** Persistence of song types in Darwin's finches, *Geospiza fortis*, over four decades. *Biology Letters*, 6(5), 589-592.
- Grant, B. R. (1984).** The significance of song variation in a population of Darwin's finches. *Behaviour*, 89(1-2), 90-116.
- Grant, B. R., & Grant, P. R. (1996).** Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's finches. *Evolution*, 50(6), 2471-2487.
- Hansen, P. (1999).** Long-term stability of song elements in the Yellowhammer *Emberiza citrinella*. *Bioacoustics*, 9(4), 281-295.
- Harbison, H., Nelson, D. A., & Hahn, T. P. (1999).** Long-term persistence of song dialects in the mountain white-crowned sparrow. *The Condor*, 101(1), 133-148.
- Ho, W. W., Connolly, S. G., Reynolds, P. L., Cornelius, J. M., MacDougall-Shackleton, E. A., Morton, M. L., Pereyra, M. E., & Hahn, T. P. (2014).** Song exposure during juvenile dispersal in Mountain White-crowned Sparrows. *The Auk*, 131(2), 208-214.
- Holland, J., McGregor, P. K., & Rowe, C. L. (1996).** Changes in microgeographic song variation of the Corn Bunting *Miliaria calandra*. *Journal of Avian Biology*, 27(1), 47-55.
- Hooson, S., & Jamieson, I. G. (2003).** The distribution and current status of New Zealand saddleback *Philesturnus carunculatus*. *Bird conservation international*, 13(2), 79-95.
- Hultsch, H., & Todt, D. (2004).** Learning to sing. In *Nature's Music* (pp. 80-107). Academic Press.
- Ince, S. A., Slater, P. J. B., & Weismann, C. (1980).** Changes with time in the songs of a population of chaffinches. *The Condor*, 82(3), 285-290.
- Jamieson, I. G., & Lacy, R. C. (2012).** Managing genetic issues in reintroduction biology. *Reintroduction biology: integrating science and management*, 12, 441.
- Janes, S. W., & Ryker, L. (2013).** Rapid change in a type I song dialect of Hermit Warblers (*Setophaga occidentalis*). *The Auk*, 130(1), 30-35.
- Jenkins, P. F. (1977).** Cultural transmission of song patterns and dialect development in a free-living bird population. *Animal Behaviour*, 25, 50-78.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K., & Mooers, A. O. (2012).** The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491(7424), 444.
- Ju, C., Geller, F. C., Munding, P. C., & Lahti, D. C. (2019).** Four decades of cultural evolution in House Finch songs. *The Auk: Ornithological Advances*, 136(1), uky012.
- Kermott, L. H., & Johnson, L. S. (1991).** The functions of song in male house wrens (*Troglodytes aedon*). *Behaviour*, 116(3-4), 190-209.

- Konishi, M. (1985).** Birdsong: from behavior to neuron. *Annual review of neuroscience*, 8(1), 125-170.
- Kirschel, A. N., Cody, M. L., Harlow, Z. T., Promponas, V. J., Vallejo, E. E., & Taylor, C. E. (2011).** Territorial dynamics of Mexican Ant-thrushes *Formicarius moniliger* revealed by individual recognition of their songs. *Ibis*, 153(2), 255-268.
- Kroodsma, D. E. (1983).** The ecology of avian vocal learning. *BioScience*, 33(3), 165-171.
- Laiolo, P., & Tella, J. L. (2007).** Erosion of animal cultures in fragmented landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(2), 68-72.
- Laiolo, P., Vögeli, M., Serrano, D., & Tella, J. L. (2008).** Song diversity predicts the viability of fragmented bird populations. *PLoS One*, 3(3), e1822.
- Lang, A. L., & Barlow, J. C. (1997).** Cultural evolution in the Eurasian tree sparrow: divergence between introduced and ancestral populations. *The Condor*, 99(2), 413-423.
- Luther, D., & Baptista, L. (2009).** Urban noise and the cultural evolution of bird songs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1680), 469-473.
- Luther, D. A., & Derryberry, E. P. (2012).** Birdsongs keep pace with city life: changes in song over time in an urban songbird affects communication. *Animal Behaviour*, 83(4), 1059-1066.
- Leitner, S., Nicholson, J., Leisler, B., DeVoogd, T. J., & Catchpole, C. K. (2002).** Song and the song control pathway in the brain can develop independently of exposure to song in the sedge warbler. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1509), 2519-2524.
- Lynch, A. (1996).** The population memetics of birdsong. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*, 181-197.
- Marler, P., & Tamura, M. (1962).** Song “dialects” in three populations of white-crowned sparrows. *The Condor*, 64(5), 368-377.
- McGregor, P. K. (1980).** Song dialects in the corn bunting (*Emberiza calandra*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 54(3), 285-297.
- McGregor, P. K., & Thompson, D. B. A. (1988).** Constancy and change in local dialects of the corn bunting. *Ornis Scandinavica*, 19(2), 153-159.
- Morton, E. S. (1975).** Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist*, 109(965), 17-34.
- Morton, E. S. (1986).** Predictions from the ranging hypothesis for the evolution of long distance signals in birds. *Behaviour*, 99(1-2), 65-86.
- Mundinger, P. (1975).** Song dialects and colonization in the house finch, *Carpodacus mexicanus*, on the east coast. *The Condor*, 77(4), 407-422.
- Naguib, M. (1999).** Effects of song overlapping and alternating on nocturnally singing nightingales. *Animal Behaviour*, 58(5), 1061-1067.
- Nelson, D. A., Hallberg, K. I., & Soha, J. A. (2004).** Cultural evolution of Puget sound white-crowned sparrow song dialects. *Ethology*, 110(11), 879-908.
- Nottebohm, F. (1969).** The song of the chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: Description and evaluation of a system of dialects. *The Condor*, 71(3), 299-315.

- O'Loughlen, A. L., Ellis, V., Zaratzian, D. R., Merrill, L., & Rothstein, S. I. (2011).** Cultural evolution and long-term song stability in a dialect population of Brown-headed Cowbirds. *The Condor*, 113(2), 449-461.
- O'Loughlen, A. L., Merrill, L., & Rothstein, S. I. (2013).** Fidelity of song imitation and stability of dialect songs in Brown-headed Cowbirds. *The Condor*, 115(3), 677-686.
- Odom, K. J., Hall, M. L., Riebel, K., Omland, K. E., & Langmore, N. E. (2014).** Female song is widespread and ancestral in songbirds. *Nature Communications*, 5, 3379.
- Parker, K. A., Anderson, M. J., Jenkins, P. F., & Brunton, D. H. (2012).** The effects of translocation-induced isolation and fragmentation on the cultural evolution of bird song. *Ecology Letters*, 15(8), 778-785.
- Payne, R. B. (1979).** Song structure, behaviour, and sequence of song types in a population of village indigobirds, *Vidua chalybeata*. *Animal Behaviour*, 27, 997-1013.
- Payne, R. B. (1981).** Song learning and social interaction in indigo buntings. *Animal Behaviour*, 29(3), 688-697.
- Payne, R. B. (1985).** Behavioral continuity and change in local song populations of village indigobirds *Vidua chalybeata*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 70(1), 1-44.
- Päckert, M. (2018).** Song: The Learned Language of Three Major Bird Clades. In *Bird Species* (pp. 75-94). Springer, Cham.
- Petrinovich, L. (1988).** Individual stability, local variability and the cultural transmission of song in white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*). *Behaviour*, 107(3-4), 208-240.
- Petrusková, T., Osiejuk, T. S., Linhart, P., & Petrusek, A. (2008).** Structure and complexity of perched and flight songs of the tree pipit (*Anthus trivialis*). In *Annales Zoologici Fennici* (Vol. 45, No. 2, pp. 135-149). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- Podos, J., & Nowicki, S. (2004).** Performance limits on birdsong. In *Nature's Music* (pp. 318-342). Academic Press.
- Rich, T. (1981).** Microgeographic variation in the song of the sage sparrow. *The Condor*, 83(2), 113-119.
- Rothstein, S. I., & Fleischer, R. C. (1987).** Vocal dialects and their possible relation to honest status signalling in the brown-headed cowbird. *The Condor*, 89(1), 1-23.
- Sebastián-González, E., & Hart, P. J. (2017).** Birdsong meme diversity in a habitat landscape depends on landscape and species characteristics. *Oikos*, 126(10), 1511-1521.
- Spector, D. A. (1992).** Wood-warbler song systems. In *Current ornithology* (pp. 199-238). Springer, Boston, MA.
- Singh, B. N., & Chatterjee, S. (1989).** Rare-male mating advantage in *Drosophila ananassae*. *Genetics Selection Evolution*, 21(4), 447.
- Slabbekoorn, H., & Smith, T. B. (2002).** Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1420), 493-503.

- Slabbekoorn, H., & Peet, M. (2003).** Ecology: Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, 424(6946), 267.
- Slabbekoorn, H., & den Boer-Visser, A. (2006).** Cities change the songs of birds. *Current biology*, 16(23), 2326-2331.
- Slater, P. J., & Mann, N. I. (2004).** Why do the females of many bird species sing in the tropics?. *Journal of Avian Biology*, 35(4), 289-294.
- Souriau, A., Kohoutová, H., Reif, J., Vokurková, J., Petrusek, A., Reifová, R., & Petrusková, T. (2018).** Can mixed singing facilitate coexistence of closely related nightingale species?. *Behavioral ecology*, 29(4), 925-932.
- Sorjonen, J. (1987).** Temporal and spatial differences in traditions and repertoires in the song of the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*). *Behaviour*, 102(3-4), 196-211.
- Stutchbury, B. J., & Morton, E. S. (2008).** Recent advances in the behavioral ecology of tropical birds. *The Wilson Journal of Ornithology*, 120(1), 26-38.
- Tracy, T. T., & Baker, M. C. (1999).** Geographic variation in syllables of House Finch songs. *The Auk*, 116(3), 666-676.
- Trainer, J. M. (1983).** Changes in song dialect distributions and microgeographic variation in song of white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*). *The Auk*, 100(3), 568-582.
- Trainer, J. M. (1989).** Cultural evolution in song dialects of yellow-rumped caciques in Panama. *Ethology*, 80(1-4), 190-204.
- Tubaro, P. L., Segura, E. T., & Handford, P. (1993).** Geographic variation in the song of the Rufous-collared Sparrow in eastern Argentina. *The Condor*, 95(3), 588-595.
- Vokurková, J., Petrusková, T., Reifová, R., Kozman, A., Mořkovský, L., Kipper, S., Weiss, M., Reif, J., Dolata, P. T., & Petrusek, A. (2013).** The causes and evolutionary consequences of mixed singing in two hybridizing songbird species (*Luscinia spp.*). *PLoS One*, 8(4), e60172.
- Węgrzyn, E., & Leniowski, K. (2010).** Syllable sharing and changes in syllable repertoire size and composition within and between years in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*. *Journal of Ornithology*, 151(2), 255-267.
- Wiens, J. A. (1982).** Song pattern variation in the sage sparrow (*Amphispiza belli*): Dialects or epiphenomena? *The Auk*, 99(2), 208-229.
- Wiley, R. H., & Richards, D. G. (1978).** Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3(1), 69-94.
- Williams, H., Levin, I. I., Norris, D. R., Newman, A. E., & Wheelwright, N. T. (2013).** Three decades of cultural evolution in Savannah sparrow songs. *Animal Behaviour*, 85(1), 213-223.
- Zahavi, A. (1980).** Ritualization and the evolution of movement signals. *Behaviour*, 72(1-2), 77-80.